

(Manuscrit reçu le 30 mai 1985)

**FLUCTUATIONS JOURNALIÈRES  
DANS LE COMPORTEMENT TERRITORIAL  
CHEZ *OREOCHROMIS NILOTICUS* (\*)  
(TELEOSTEI : CICHLIDAE)**

par

URSULA FALTER

Université Catholique de Louvain

Biologie du Comportement

2, route du Bloeyr

B-1348 Louvain-la-Neuve (Belgique)

**RÉSUMÉ**

Partant du postulat que les cycles naturels exercent une influence synchronisante sur la plupart des organismes et qu'ils interviennent dans l'organisation et le déroulement de nombreux processus physiologiques et comportementaux, nous avons considéré le comportement territorial de *Oreochromis niloticus* sous l'angle des structures temporelles.

Les observations que nous avons recueillies en laboratoire pendant deux mois sur un groupe d'environ deux cents mâles matures de cette espèce, montrent que ce comportement subit des modifications systématiques spontanées au cours de la période de 24 h. En effet, les enregistrements ont révélé l'existence d'un accroissement progressif du nombre d'animaux territoriaux au cours de la photofraction.

L'effet de cet accroissement se répercutant directement sur le choix de l'emplacement du territoire, nous proposons un modèle de ces fluctuations spatio-temporelles journalières fondé sur des facteurs éthologiques, écologiques et physiologiques, tels que l'agressivité des mâles territoriaux, la préférence pour des aires protégées, l'évitement du courant et les fluctuations endogènes des corticostéroïdes.

Mots clés : défense territoriale, fluctuations journalières, *Oreochromis niloticus*.

Daily fluctuations in the territorial behaviour  
of *Oreochromis niloticus* (Teleostei : Cichlidae)

**SUMMARY**

Assuming that the natural cycles exert a synchronizing influence on most organisms and that they intervene in the organization and the development of many physiological and behavioural processes, we considered the territorial behavior of *Oreochromis niloticus* according to its temporal structures.

The observations we recorded in the laboratory during two months on a group of about 200 mature males of this species, show that this behaviour undergoes systematic spontaneous modifications during the 24 h period. Indeed, the recordings showed the

(\*) *Oreochromis niloticus* = *Sarotherodon niloticus* = *Tilapia nilotica* (TREWAVAS, 1983).

existence of a gradual increase in the number of territorial animals during the photofraction.

The effect of this increase having direct repercussions on the choice of the territory location, we propose a model of these daily spatio-temporal fluctuations based upon ethological, ecological and physiological factors, such as the avoidance of territorial males, the preference for protected areas, the avoidance of current as well as the endogenous fluctuations in corticosteroids.

## INTRODUCTION

Des unicellulaires à l'homme, la plupart des organismes subissent l'influence des cycles naturels dont l'échelle temporelle peut être parfois fort différente. De tous temps, l'existence des rythmes dits « annuels » ou « saisonniers » a été remarquée, mais ce n'est que récemment que les mécanismes commencent à être explorés plus systématiquement, et particulièrement les modulations à durée plus courte, couvrant des périodes de 24 heures ou même moins. Cette évolution a conduit à une compréhension de plus en plus poussée de leur influence sur l'organisation et le déroulement des processus comportementaux et physiologiques. Bien que le processus de synchronisation soit actuellement connu, les répercussions de ce dernier se présentent à l'observateur du comportement sous la forme de modifications « spontanées » (1), aucun facteur causal immédiat n'étant discernable.

Précédemment, des observations non systématiques avaient suggéré chez *Oreochromis niloticus* l'existence de fluctuations dans l'apparition spontanée de certains comportements au cours de la journée. Celles-ci avaient porté plus particulièrement sur les actes liés au comportement territorial qui contient aussi bien des composantes agressives que sexuelles. La revue de la littérature a montré ensuite que rares sont les travaux éthologiques qui ont abordé le thème des effets des cycles soit exogènes soit endogènes sur le comportement des Poissons.

Généralement, ces questions sont débattues en chronobiologie où l'on s'intéresse le plus souvent à des modulations de l'activité totale. Ainsi, par exemple, WEYERS (1974) a observé des fluctuations de ce type chez des vairons (*Phoxinus* sp.) soumis à des rythmes de lumière et d'obscurité et GUEUR (obs. non publ.) a démontré ultérieurement chez la même espèce que les comportements suivaient davantage le rythme de la température que celui de la lumière.

Concernant des fluctuations journalières de certains comportements spécifiques, GOLDENBOGEN (1974) a remarqué chez *Xiphophorus helleri* que leurs comportements aussi bien sexuels qu'agressifs subissaient des fluctuations journalières mais que leurs cinétiques n'évoluaient pas de manière synchrone. Pour les comportements agressifs (morsures et attaques sur le flanc), il semble cependant que, chez cette espèce, ils soient moins fréquents le matin et que leur seuil maximal soit atteint à partir de midi.

Les observations réalisées par KIRCHSHOFER (1953) sur *Haplochromis desfontainesii* en milieu naturel sont également fort instructives à ce sujet. Cet auteur a

(1) Nous utilisons ici le concept de « spontanéité » dans le sens où HINDE (1970) l'a défini, c'est-à-dire à propos de changements qui apparaissent dans la sortie d'un système sans que l'on fasse appel à un changement connu correspondant à l'entrée. Parler de spontanéité n'implique donc aucune information sur les mécanismes sous-jacents, mais dépend du point de vue auquel on se place. Dans le cas des fluctuations journalières du comportement territorial et — à condition de se placer à un niveau d'analyse strictement comportemental — nous sommes en droit de parler de modifications spontanées, étant donné qu'il n'y a pas de stimuli externes explicites qui causent ces fluctuations.

eu l'occasion d'observer cette espèce deux années de suite au même endroit et elle a noté non seulement des variations journalières dans l'activité des animaux, mais également des différences d'une année à l'autre.

Chez *Cichlasoma nigrofasciatum*, l'étude succincte de JUERGES (1981), semble également avoir mis en évidence des différences dans l'activité totale des animaux et ce, sous différents angles. Cet auteur a trouvé des différences (1) entre les valeurs obtenues le matin et l'après-midi, (2) entre celles obtenues avant et après la reproduction et (3) entre celles provenant de souches d'élevage et de souches sauvages. Concernant ce dernier critère, elle a remarqué que les descendants d'animaux sauvages étaient toujours le plus actifs le matin alors que, chez les animaux d'élevage, le moment du maximum d'activité s'inversait avec la ponte. Avant cet événement, les animaux d'élevage étaient plus actifs le matin, après la ponte par contre, leur maximum d'activité se déplaçait vers l'après-midi.

NELISSEN (1977), en étudiant les rythmes d'activité de plusieurs espèces (sympatriques pour la plupart) de Cichlidae des genres *Simochromis* et *Tropheus*, a trouvé que le moment auquel les espèces étaient actives, leur était propre et que ces périodes étaient décalées les unes par rapport aux autres. L'interprétation biologique qu'il attribue à ce phénomène est que ce décalage agit dans le sens d'une réduction de la compétition écologique interspécifique et que ces espèces, bien qu'habitant dans la même aire et cherchant la même nourriture, occupent de ce fait des niches écologiques différentes.

Il semble donc qu'une connaissance exacte de ces fluctuations soit très utile à une compréhension approfondie de la biologie d'une espèce. Cependant, celle-ci n'est pas seulement intéressante d'un point de vue purement théorique, mais elle s'avère également indispensable d'un point de vue méthodologique.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cette série d'observations a été réalisée dans le bassin dans lequel nous avons gardé nos animaux en dehors des expériences. Ce bassin (210 cm × 210 cm × 110 cm) est limité par un mur sur trois de ses côtés. Le quatrième côté comporte une vitre transparente (165 cm × 70 cm) qui permet d'observer le comportement des animaux. Pour des raisons pratiques, ce bassin (dont le volume d'eau fait environ 4,85 m<sup>3</sup>) a été subdivisé par des grillages à mailles fines en trois compartiments de même dimension. L'eau de ce bassin est soumise à une recirculation partielle (l'ensemble du circuit faisant plus de 7 m<sup>3</sup> d'eau) et est renouvelée toutes les 18 heures. La température est de 25° C, le pH variant entre 8,0 et 8,5 et le pourcentage de saturation en oxygène dissous entre 40 % et 80 %. Un cycle de lumière de 13L : 11D a été imposé, l'éclairage (tubes néon, marque OSRAM/L- 40 W/20, cool light) de la pièce s'allumant à 7 h30 et s'éteignant à 20 h 30. Comme d'habitude, les animaux ont été nourris avec des granulés une fois par jour entre 13 h et 14 h.

Les observations ont duré environ deux mois (novembre et décembre 1982). Elles ont porté sur le comportement territorial de 200 mâles de *Oreochromis niloticus* gardés dans le premier compartiment du bassin de stockage. A cet effet, nous avons relevé à différents moments de la journée à travers la vitre transparente d'une part, le nombre de mâles territoriaux qui défendaient une aire au sol et d'autre part, l'emplacement qu'ils avaient choisi. Lors de ces observations, nous n'avons pas tenu compte des mâles qui défendaient une aire en eau libre (BAERENDS et BAERENDS-VAN ROON, 1950 ; FALTER, 1983). En effet, malgré que ces mâles soient facile à

reconnaître à leurs comportements agressifs et leurs patrons de coloration typiques (FALTER, 1984), leur repérage exact a été difficile à certains moments du fait que leur nombre était parfois important, leurs déplacements fréquents, leur identification individuelle impossible et qu'en outre, leurs caractéristiques de mâles territoriaux pouvaient disparaître rapidement.

Ces observations ont été effectuées de manière ponctuelle à des moments variables dans le temps et ont été regroupées en quatre périodes distinctes, la première se situant entre 8 h et 11 h, la deuxième entre 11 h et 14 h, la troisième entre 14 h et 17 h et la dernière entre 17 h et 20 h. 26 à 28 répétitions par période ont été effectuées. Parfois, plusieurs observations ont eu lieu le même jour à un intervalle minimum de trois heures.

Les deux informations (portant sur le nombre et l'emplacement des mâles territoriaux) qui ont été recueillies de façon systématique lors de ces observations, ont été retranscrites graphiquement sur des figures schématisant la configuration spatiale du compartiment en question. Etant donné que le maximum de territoires occupés de manière simultanée n'a jamais excédé le nombre de 7 (Fig. 1), nous avons subdivisé *post hoc* la surface au sol de ce compartiment en huit aires distinctes (numérotées de A à H et représentées à la Fig. 2) et nous y avons classé les observations.

Différents tests non-paramétriques ont été appliqués à ces valeurs, en l'occurrence celui du Chi-carré, celui de l'analyse de la variance de Friedman et celui de Wilcoxon pour données paires (SIEGEL, 1956). Ces tests ont été utilisés dans le but de mettre à l'épreuve plusieurs hypothèses : (1) celle concernant les fluctuations du comportement territorial au cours de la journée, (2) celle de l'équiprobabilité des aires choisies et (3) celle de l'influence des facteurs spatiaux dans le choix de l'emplacement des territoires.

## RÉSULTATS

Les valeurs obtenues au cours des quatre périodes d'observation ont été analysées dans la perspective des trois hypothèses précitées.

### I. — Modulation du comportement territorial au cours de la journée

#### a) *Fluctuations journalières dans le nombre de territoires défendus*

Les histogrammes de la Fig. 1 représentent la répartition temporelle du nombre d'aires défendues par *Oreochromis niloticus* au cours des quatre périodes d'observations. Sur l'ensemble des 109 moments d'observation, 450 territoires au total ont été répertoriés.

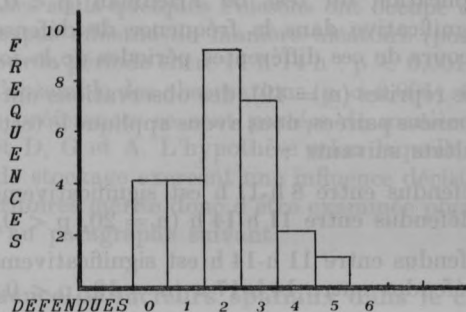
Cette évolution journalière au cours de laquelle la fréquence d'établissement de territoires augmente progressivement jusque vers 14 h et reste ensuite relativement stable, apparaît très nettement lorsque l'on compare l'histogramme de 8 h-11 h à celui de 17 h-20 h (Fig. 1).

#### b) *Evolution du nombre de territoires au cours d'une même journée*

Certains jours, le relevé du nombre de territoires a été effectué plus d'une fois, ce qui nous a permis de travailler sur des fréquences paires. Il est un fait que toutes les observations ont été dépendantes. Néanmoins, étant donné que nous avons disposé d'un nombre suffisant de mesures paires par jour, nous avons préféré appliquer des analyses statistiques plus fines, telles l'analyse de la variance de Friedman ou le

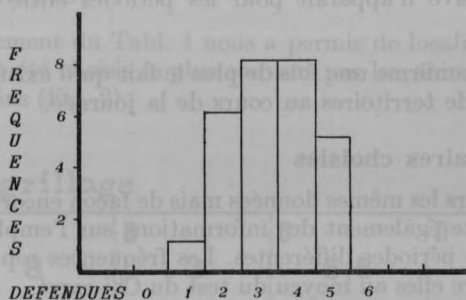
# REPARTITION TEMPORELLE DU NOMBRE DE TERRITOIRES OCCUPES

8H - 11H



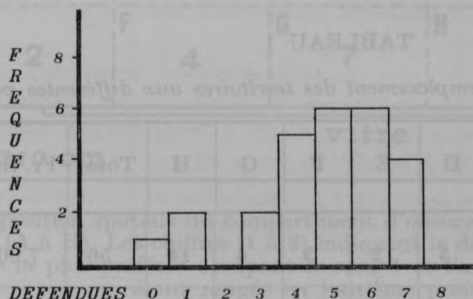
Répétitions : 27  
Total des aires: 56  
Moyenne : 2,07  
Variance : 1,27

11H - 14H



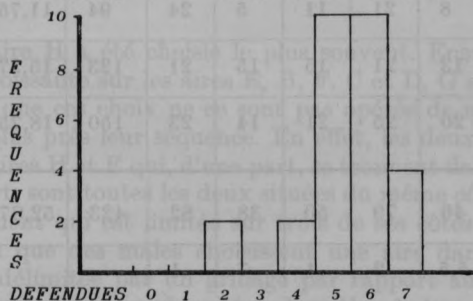
Répétitions : 28  
Total des aires: 94  
Moyenne : 3,36  
Variance : 1,10

14H - 17H



Répétitions : 26  
Total des aires: 123  
Moyenne : 4,73  
Variance : 1,86

17H - 20H



Répétitions : 28  
Total des aires: 150  
Moyenne : 5,36  
Variance : 1,23

Fig. 1. — Histogrammes de fréquences reprenant les nombres de territoires défendus simultanément par des mâles de *Oreochromis niloticus* à différentes périodes de la journée.



test de Wilcoxon, uniquement sur les fréquences relevées le même jour et ce, afin de réduire l'influence des variations interjournalières que notre méthode de traitement ne nous a pas permis de mettre en évidence.

Sur 16 des 38 jours d'observation, les relevés ont été effectués aux 4 périodes journalières différentes. L'application du test de Friedman ( $p < 0,001$ ) montre l'existence d'une différence significative dans la fréquence de défense territoriale chez *Oreochromis niloticus* au cours de ces différentes périodes de la journée.

En outre, à de nombreuses reprises ( $n = 49$ ), des observations ont été réalisées deux fois le même jour. A ces données pairées, nous avons appliqué le test de Wilcoxon et nous avons obtenu les résultats suivants :

- 1) le nombre de territoires défendus entre 8 h-11 h est significativement inférieur au nombre des territoires défendus entre 11 h-14 h ( $n = 20$ ,  $p < 0,01$ , o-t) ;
- 2) le nombre de territoires défendus entre 11 h-14 h est significativement inférieur au nombre de territoires défendus entre 14 h-17 h ( $n = 18$ ,  $p < 0,01$ , o-t) ;
- 3) aucune différence significative n'apparaît pour les périodes entre 14 h-17 h et 17 h-20 h.

Ce traitement statistique confirme une fois de plus le fait qu'il existe un accroissement progressif du nombre de territoires au cours de la journée.

## II. — Equiprobabilité des aires choisies

Le Tabl. 1 présente toujours les mêmes données mais de façon encore plus détaillée, étant donné qu'il comporte également des informations sur l'emplacement des territoires au cours des quatre périodes différentes. Les fréquences reprises dans ce tableau ont été comparées entre elles au moyen du test du Chi-carré.

TABLEAU 1

*Fréquences et choix de l'emplacement des territoires aux différentes périodes*

Aires	A	B	C	D	E	F	G	H	Total	Fr. th	Chi 2
8h-11h	5	7	6	5	12	3	4	14	56	7,00	$p < ,05$
11h-14h	7	7	11	8	21	11	5	24	94	11,75	$p < ,001$
14h-17h	7	18	13	13	21	15	15	21	123	15,37	N.S.
17h-20h	9	22	16	20	25	21	14	23	150	18,75	N.S.
Total	28	54	46	46	79	50	38	82	423	52,87	$p < ,001$
Rangs tot.	8	3	5,5	5,5	2	4	7	1			

Le Tableau 1 montre les fréquences avec lesquelles les aires A à H ont été choisies au cours des différentes périodes.

Ce tableau montre également l'existence d'une augmentation progressive du nombre de territoires au cours de la journée. Toutefois, il révèle aussi un autre fait intéressant : le choix de l'emplacement ne se fait pas de façon aléatoire. C'est précisément au cours des deux premières périodes entre 8 h-11 h et 11 h-14 h, au cours desquelles seuls quelques Poissons ont occupé des territoires que le choix des aires ne s'est pas effectué de manière aléatoire (pour la période entre 8 h-11 h :  $p < 0,05$  ; pour la période entre 11 h-14 h :  $p < 0,001$ ). Cette particularité reste confirmée pour l'ensemble des observations ( $p < 0,001$ ). Quant à la séquence des choix des aires, les préférences se sont portées de manière décroissante sur les aires H, E, B, F, C et D, G et A. L'hypothèse selon laquelle des facteurs spatiaux propres aux bassins de stockage exercent une influence décisive dans le choix de l'emplacement des territoires mérite donc d'être examinée plus en détail et nous reviendrons sur ce point au paragraphe suivant.

### III. — Influence de facteurs spatiaux dans le choix de l'emplacement des territoires

Le rangement du Tabl. 1 nous a permis de localiser les emplacements de territoires qui ont été choisis le plus souvent par les animaux et ceux qui l'ont été de moins en moins (Fig. 2).

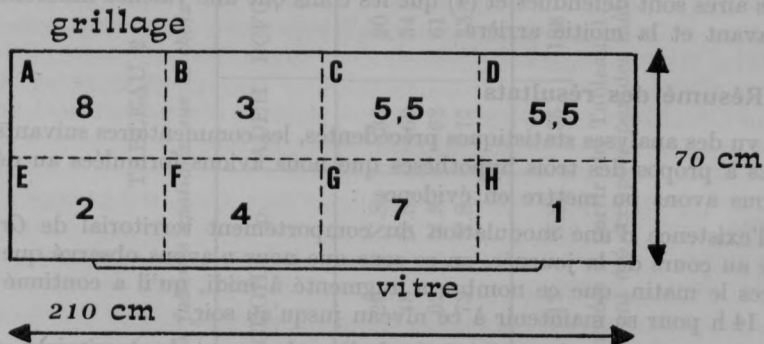


Fig. 2. — Disposition spatiale du compartiment d'observation. Les aires sont désignées par les lettres (A à H). Les chiffres (1 à 8) indiquent le degré de préférence de ces aires, l'aire H, l'aire la plus préférée occupant le rang 1 et l'aire A, l'aire la moins préférée, étant rangée en huitième position.

Ainsi, l'aire H a été choisie le plus souvent. Ensuite, les choix se sont portés de façon décroissante sur les aires E, B, F, C et D, G et en dernier lieu sur l'aire A. Etant donné que ces choix ne se sont pas opérés de manière aléatoire, nous avons examiné de plus près leur séquence. En effet, les deux choix les plus fréquents ont concerné les aires H et E qui, d'une part, se trouvent dans des coins du compartiment et d'autre part, sont toutes les deux situées du même côté, c'est-à-dire dans la moitié du compartiment qui est limitée sur trois de ses côtés par des murs. Ce n'est qu'en troisième lieu que des mâles choisissent une aire dans l'autre moitié, c'est-à-dire celle qui est délimitée par un grillage par rapport au compartiment adjacent qui contient également un grand nombre de mâles de la même espèce. Dès lors, il a été également intéressant de vérifier l'existence d'un choix préférentiel induit par la configuration particulière de ce compartiment.

A ce propos, différents aspects de la configuration spatiale du compartiment ont été examinés. Ainsi, nous avons comparé la fréquence d'occupation

- (1) des aires situées du côté du mur vitré (aires E, F, G, H) à celle des aires situées du côté du grillage (aires A, B, C, D),
- (2) des aires situées dans la moitié gauche (aires A, B, E, F) à celle des aires situées dans la moitié droite (C, D, G, H),
- (3) des aires des coins (A, D, E, H) à celle des aires du centre (B, C, F, G),
- (4) des aires des coins situées du côté du mur vitré (aires E, H) à celle des aires du centre (F, G) situées dans cette même partie,
- (5) des aires des coins (aires A, B) situées du côté du grillage à celle des aires du centre (aires B, C) situées dans cette même partie.

Ces fréquences ont été comparées au moyen du test binomial et les résultats sont exposés dans le Tabl. 2.

Ce Tabl. 2 montre clairement (1) que les animaux observés n'ont pas présenté de biais latéral gauche/droite, (2) qu'ils ont manifesté une préférence nette pour la moitié avant (= mur vitré) et non pour la moitié arrière (= grillage), (3) que les territoires des coins sont nettement plus souvent choisis que ceux du centre et ce, principalement pendant les deux premières périodes au cours desquelles seules quelques aires sont défendues et (4) que les coins ont une valence différente dans la moitié avant et la moitié arrière.

#### IV. — Résumé des résultats

Au vu des analyses statistiques précédentes, les commentaires suivants peuvent être faits à propos des trois hypothèses que nous avons formulées au départ. En effet, nous avons pu mettre en évidence :

1) l'existence d'une modulation du comportement territorial de *Oreochromis niloticus* au cours de la journée, en ce sens que nous n'avons observé que quelques territoires le matin, que ce nombre a augmenté à midi, qu'il a continué à croître jusqu'à 14 h pour se maintenir à ce niveau jusqu'au soir ;

2) la non-équiprobabilité du choix de l'emplacement des territoires, en ce sens que les choix se sont portés de manière décroissante sur les aires H, E, B, F, C et D, G et enfin A ;

3) l'influence de facteurs spatiaux dans ce choix, en ce sens

- qu'il n'y a pas eu de biais latéral (pas de préférence gauche-droite), mais
- que la moitié avant constituée d'un mur et d'une vitre a été choisie significativement ( $p < 0,03$ ) plus souvent que la moitié arrière, grillagée,
- que les aires des coins ont été plus attractives que les aires du centre ( $p < 0,003$ ) pendant les deux premières périodes (de 8 h-14 h) au cours desquelles seuls quelques Poissons ont choisi,
- que cet effet s'est inévitablement estompé une fois que le nombre de choix a augmenté et,
- que les effets attractifs d'un emplacement situé et dans la moitié avant et dans un coin se sont cumulés de telle sorte que les aires E et H ont été choisies significativement plus souvent entre 8 h-11 h, entre 11 h-14 h et aussi entre 8 h-20 h que les aires A et D.



TABLEAU 2

*Influence de différents facteurs spatiaux sur le choix de l'emplacement des territoires*

Aires Périodes	EFGH	ABCD	p.	ABEF	CDGH	p.	ADEH	BCFG	p.	EH	FG	p.	AD	BC	p.
8h-11h	33	23	N.S.	27	29	N.S.	36	20	=,05	26	7	<,01	10	13	N.S.
11h-14h	61	33	<,01	46	48	N.S.	60	34	=,01	45	16	<,01	15	18	N.S.
14h-17h	73	50	=,05	61	62	N.S.	62	61	N.S.	42	30	N.S.	20	31	N.S.
17h-20h	83	67	N.S.	77	73	N.S.	77	73	N.S.	48	35	N.S.	29	38	N.S.
Total	250	173	<,001	211	212	N.S.	235	188	<,05	235	188	<,05	74	100	N.S.

Les données du Tableau 2 sont recomposées à partir du Tableau 1. Le présent tableau indique la somme des fréquences avec lesquelles les différentes aires regroupées ont été occupées par des mâles territoriaux aux différents moments de la journée.

## DISCUSSION GÉNÉRALE

A. — *Les rythmes en milieu d'élevage et en milieu naturel*

Il n'est pas rare que des informations acquises au cours d'expériences systématiques et réalisées en laboratoire soient interprétées de manière trop simplifiée. On suppose dans ces cas que les résultats obtenus en milieu artificiel reflètent la réalité des manifestations comportementales censées exister dans le biotope d'origine et que les résultats obtenus en milieu artificiel soient simplement transposables au milieu naturel. Bien que de telles inférences puissent être légitimes dans certains cas elles demandent néanmoins à être effectuées avec prudence. Parmi beaucoup d'autres thèmes, les rythmes journaliers se manifestant dans les comportements spécifiques tels que nous les avons observés en laboratoire, se prêtent fort bien à première vue à une telle transposition.

Toutefois, nous hésitons à faire une telle inférence et ce pour plusieurs raisons. En effet, d'une part, nos informations ont été recueillies sur des Poissons issus d'une souche d'élevage et les travaux de JUERGES (1981) ont montré que les rythmes d'activité de Poissons provenant d'un élevage ou du milieu naturel ne sont pas toujours comparables. D'autre part, il semble actuellement que les fluctuations dans l'activité des Poissons soient fortement dépendantes de Zeitgeber extérieurs permettant une synchronisation entre les changements du milieu et les réponses données par l'organisme. En effet, ces réponses ne seraient pas entraînées par un seul agent (p. ex. : la lumière) mais seraient plutôt influencées par un réseau de facteurs qui seraient d'autant plus apte à déclencher certaines réactions que les effets individuels de ses éléments constituants entretiendraient un rapport de phase déterminé (WEYERS, 1974). Bien que la chronobiologie ait accordé très précocement un intérêt particulier aux variations de température, ce n'est que récemment qu'elle lui a attribué un rôle dans la synchronisation. En revanche, des observations éthologiques en milieu naturel s'y sont référées longtemps auparavant. Ainsi, par exemple, KIRCHSHOFER (1953) avait déjà attribué aux fluctuations de la température régnant dans le milieu aquatique un rôle prépondérant dans l'explication des modifications qu'elle avait notées dans le comportement territorial de *Haplochromis desfontainesi*.

Mais, en milieu naturel, d'autres facteurs encore subissent des fluctuations journalières et pourraient de ce fait agir comme synchroniseurs. Même si des variations dues aux fluctuations du taux d'oxygène dissous ou à la teneur en dioxyde de carbone (deux variables directement liées à la photosynthèse), ne sont pas encore reconnues comme agents synchronisants, des observations comportementales ont toutefois mis en évidence leurs répercussions sur le comportement territorial (HEILIGENBERG, 1963). Dans un même ordre d'idées se situe également l'effet des fluctuations journalières (p. ex., la migration du plancton) que subissent les espèces en fonction des relations qu'elles entretiennent aussi bien avec leurs proies qu'avec leurs prédateurs.

Ces différents facteurs écologiques présentent des fluctuations nettement plus prononcées dans le milieu naturel que dans le milieu expérimental ou dans les élevages. Comme dans ces deux derniers types de condition, les facteurs susceptibles d'intervenir sont moins nombreux et plus constants (cycle de lumière imposé, température, taux d'oxygène et teneur en  $\text{CO}_2$  relativement constants), nous avons préféré limiter notre interprétation aux seuls comportements présentés par des *Oreochromis niloticus* maintenus en milieu artificiel. En d'autres termes, les résultats que nous avons obtenus dans cette série d'observations ne peuvent être considérés

comme valables que dans les conditions particulières de laboratoire ou de milieux artificiellement stabilisés.

B. — *Mécanismes physiologiques sous-jacents au comportement territorial*

Étant donné que nos observations ont été exclusivement menées à un niveau comportemental, elles n'ont pas directement contribué à une meilleure compréhension des mécanismes physiologiques qui régulent le comportement territorial. Cet aspect particulier a été approfondi par d'autres auteurs. Les travaux de BAGGERMAN (1968), de RIXNER (1967) et de WAI et HOAR (1963) (travaux cités par FIEDLER, 1973) ont montré que des hormones telles que les hormones gonadiques et les hormones gonadotropes y intervenaient dans une large mesure (FIEDLER, 1973). Les travaux récents sur la concentration de ces hormones dans le sang de quelques Téléostéens a révélé leurs fluctuations au cours de la journée. Ainsi, HANNES et FRANCK (1963) ont trouvé chez des mâles de *Xiphophorus helleri* deux pics dans les fluctuations journalières des androgènes, l'une se situant le matin, l'autre le soir, les valeurs intermédiaires étant nettement inférieures et ne différant pas significativement entre elles. Ces auteurs ont également contrôlé chez la même espèce les fluctuations du cortisol dont le maximum s'observe le matin, et dont la concentration dans le sang baisse continuellement au cours de la journée. HONTELA et PETER (1977) ont également montré chez le Poisson rouge (*Carassius auratus*) que le taux d'hormones gonadotropes se modifiait au cours de la journée en fonction de la température et du cycle d'éclairage. Conjointement à ces mesures, ils ont également contrôlé le taux de cortisol, qui s'est révélé être maximal le matin (PETER et HONTELA, 1977). A notre connaissance, des données équivalentes n'existent pas pour les Cichlidae. Toutefois, ces résultats peuvent vraisemblablement être transposés à ces derniers, étant donné que les courbes journalières du taux des androgènes et des corticoïdes évoluent de manière comparable même chez les Mammifères diurnes et certaines espèces d'Oiseaux (HANNES et FRANCK, 1983).

Cependant, nos observations comportementales concernant les fluctuations journalières du comportement territorial ne correspondent pas directement aux fluctuations des androgènes mentionnées ci-dessus. C'est pour cette raison que nous nous demandons si l'effet des androgènes ne pourrait pas être modulé par celui des corticoïdes. Il est bien connu que les sécrétions hormonales se caractérisent par de fortes variations interindividuelles, aussi bien dans la quantité produite que dans la cinétique temporelle. A elles seules, ces deux propriétés pourraient déjà expliquer les différences inter-individuelles observées. De plus, si l'on admet que les androgènes, et en particulier la testostérone, sont sinon la cause exclusive, au moins un facteur en lien étroit avec l'expression des comportements d'agression et de défense territoriale et que les corticoïdes sont associés à un état d'alerte ou du moins d'éveil, l'effet conjugué de ces deux hormones pourrait fournir une première tentative d'explication de ces fluctuations. En effet, l'action conjointe de ces deux hormones pourrait se répercuter de manière différente et spécifique sur le comportement de chacun des animaux. Il serait dès lors pensable qu'en fonction de l'état momentané et de l'évolution propre de ces deux hormones, certains animaux qui disposent d'un taux d'androgènes suffisant et d'un taux de corticoïdes déjà plus bas, soient dès le matin dans un état motivationnel tel qu'il leur soit possible d'acquérir un territoire. D'autres individus possédant au même moment un taux d'androgènes suffisant, auraient néanmoins un taux de corticoïdes trop élevé et n'arriveraient à acquérir un territoire que tardivement, c'est-à-dire lorsque leur taux de corticoïdes aurait diminué.

L'hypothèse de cette interaction entre hormones androgènes et corticoïdes que nous venons de formuler et que nous mettons en lien avec les fluctuations observées dans le comportement territorial, se fonde en fait sur des connaissances récentes en endocrinologie comportementale. Dans les recherches portant de manière plus générale sur le comportement agressif, l'effet des androgènes est établi depuis longtemps. Par contre, ce n'est que tout récemment que l'effet d'autres hormones a été découvert. En ce qui concerne les comportements agressifs liés à la reproduction et à la compétition entre mâles, l'intérêt s'est particulièrement tourné vers les hormones de l'axe hypophyso-adrénocortical dont les effets ont été généralement étudiés sur les Mammifères. Les faits que nous exposerons ci-dessous ont été observés sur ces derniers, mais une transposition hypothétique de ces mécanismes au cas des Poissons semble légitime, étant donné que l'on dispose de plus en plus d'arguments qui suggèrent que, chez les Poissons, ce système présente des ressemblances avec celui des Mammifères (PICKERING, 1981).

Les recherches récentes réalisées sur des Mammifères ont montré que les fluctuations du comportement agressif étaient hautement corrélées au taux de corticoïdes des animaux, mais qu'en fait, cette hormone n'agissait qu'indirectement sur ce type de comportement. En effet, les premières recherches dans ce sens avaient montré qu'une augmentation aussi bien qu'une diminution du taux de cortisol dans le sang entraînaient une augmentation de la tendance à la fuite et une diminution de la tendance à l'agression. Mais, étant donné que les corticoïdes et l'ACTH covariaient, il a été montré ultérieurement que c'est cette dernière hormone qui causait de telles modifications comportementales. De la synthèse proposée par LESHNER (1978), il apparaît que le système hypophyso-adrénocortical intervient pour une part importante dans la régulation des comportements agressifs, en ce sens qu'il prépare l'animal à se soumettre plutôt qu'à se battre. De plus, ce système semble agir indépendamment du système hypophyso-gonadique, étant donné que des manipulations du taux d'androgènes n'interfèrent pas avec le comportement de soumission. C'est sur ces informations que nous avons fondé notre hypothèse sur les fluctuations journalières, observées dans le comportement territorial. Celles-ci pourraient être influencées, au moins partiellement, par des variations endogènes qui surviennent dans les hormones, en sorte que les corticoïdes et les corticotrophes joueraient finalement un rôle nettement plus important dans la modulation du comportement agressif que les androgènes.

#### C. — *Esquisse d'un modèle explicatif du choix spatial d'un territoire*

Malgré toutes les restrictions que nous venons d'énoncer, nos observations nous ont néanmoins fourni plusieurs informations intéressantes, résumées au dernier paragraphe des résultats. Le trait fondamental qui en est ressorti, est que le comportement des mâles de *Oreochromis niloticus* n'est aléatoire ni dans le temps, ni dans l'espace. Dans le présent paragraphe, nous nous proposons dès lors d'aborder l'aspect non aléatoire du choix spatial du comportement territorial et d'esquisser un modèle des composantes éthologiques et écologiques.

A cet effet, nous avons postulé *a posteriori* plusieurs facteurs qui nous ont permis d'établir une séquence théorique de choix et, dans un premier temps, le modèle s'est exclusivement inspiré de facteurs éthologiques. Par facteurs éthologiques, nous entendons, d'une part le taux d'agressivité propre à chacun des individus, dont l'effet est d'autant plus répulsif que les animaux sont plus agressifs et, d'autre part, une préférence pour certaines configurations spatiales (p. ex., une préférence pour les coins ou/et pour la moitié murée et vitrée). De plus, nous avons considéré que

dans le cas où ces deux facteurs entrent en compétition, le facteur agressivité l'emporte sur celui de la préférence spatiale.

A partir de ces deux facteurs, il nous a été uniquement possible de classer les huit aires en plusieurs catégories (p. ex. : aires très attrayantes, moyennement attrayantes, moins attrayantes, peu attrayantes mais toutefois disponibles). Les aires E et H qui se trouvent dans un coin et dans la moitié avant ont été considérées comme très attrayantes. Les aires A et D qui se situent dans un coin mais non dans la moitié avant ont été qualifiées de moyennement attrayantes. Les aires F et G qui ne sont pas disposées dans des coins mais dans la moitié avant, nous ont semblé déjà être moins attrayantes et les aires B et C qui ne sont, ni placées dans un coin, ni dans la moitié avant comme étant encore moins attrayantes mais les seules disponibles. Comme on le voit aisément, l'invocation de facteurs purement spatiaux ne suffit pas à expliquer la séquence de choix que nous avons pu observer. Un ou plusieurs autres facteurs doivent donc intervenir dans le choix qu'effectue un mâle de *Oreochromis niloticus* pour décider de l'emplacement de son territoire.

Le premier facteur auquel nous avons songé ensuite est celui de l'agressivité des mâles territoriaux. Nous avons vu précédemment que, dès le matin, un ou deux mâles occupaient déjà des aires. Le choix du premier mâle a dû s'opérer en absence du facteur « agressivité ». Par contre, le deuxième mâle a déjà été obligé d'en tenir compte. *A priori*, nous avons considéré que l'agressivité du mâle qui choisit en premier lieu, doit être supérieure à celle du deuxième, mais que tous les deux sont fort agressifs. Ce nouveau facteur, dit d'« agressivité », qui se subdivise en deux parties, en l'occurrence l'agressivité du premier mâle et celle du deuxième mâle, nous permet d'établir une séquence théorique de choix. Toutefois, celle-ci varie légèrement selon l'emplacement choisi par le premier mâle, ce dernier pouvant soit opter pour l'aire E, soit pour l'aire H et les choix successifs se déroulent soit selon la séquence 1, soit selon la séquence 2 (Tabl. 3).

TABLEAU 3

*Séquences théoriques de choix d'emplacement d'un territoire*

Mâles	Séquence 1 : Premier mâle en E				Séquence 2 : Premier mâle en H			
	Aires	Ev. agr. ♂ 1; ♂ 2	coin	Moitié avant	Aires	Ev. agr. ♂ 1; ♂ 2	coin	Moitié avant
1 <sup>er</sup>	E	/ /	+	+	H	/ /	+	+
2 <sup>e</sup>	H	+ /	+	+	E	+ /	+	+
3 <sup>e</sup>	C	+ +	—	—	B	+ +	—	—
4 <sup>e</sup>	D	+ —	+	—	A	+ —	+	—
5 <sup>e</sup>	G	+ —	—	+	F	+ —	—	+
6 <sup>e</sup>	B	+ +	—	—	C	+ +	—	—
7 <sup>e</sup>	A	— +	+	—	D	— —	+	—
8 <sup>e</sup>	F	— +	—	+	G	— +	—	+

N.B. : Non-intervention (= /), présence (= +), ou absence (= —) du facteur en question dans le choix des différentes aires.



La confrontation entre ces deux séquences théoriques et la séquence réellement obtenue (H, E, B, F, C + D, G et enfin A) nous a montré que les Poissons choisissent plutôt selon la séquence 2. Toutefois, cette comparaison entre les séquences théoriques et la séquence observée fait encore apparaître un autre aspect important. En effet, nous avons remarqué que, en dépit de nos attentes, l'aire A n'a pas été considérée par les animaux comme une aire attrayante, mais qu'au contraire elle a été choisie en dernier lieu. Nous avons dès lors examiné ce point plus en détail et nous avons remarqué que, dans notre bassin de stockage, cette aire se distingue des autres par le fait que c'est précisément à cet endroit que se fait le retour de l'eau du circuit de filtrage. Ce facteur dit de « courant » a probablement, non seulement rendu l'aire A peu attrayante, mais a également influencé le choix du premier mâle qui, par conséquent, a préféré l'aire H à l'aire E (1).

De plus, le tableau récapitulatif ci-dessous (Tab. 4) permet de formuler une hypothèse sur le poids relatif des cinq variables postulées. En effet, selon cette hypothèse, le choix des mâles serait influencé :

- en premier lieu, par l'évitement du courant;
- en deuxième lieu, par l'évitement des agressions du premier mâle territorial;
- en troisième lieu, par l'évitement des agressions du deuxième mâle territorial;
- en quatrième lieu, par l'attraction pour les aires des coins, permettant entre autres aussi une meilleure protection contre l'agression des autres;
- en dernier lieu, par l'attraction pour la moitié avant.

TABLEAU 4

*Facteurs intervenant dans le choix de l'emplacement d'un territoire chez « Oreochromis niloticus »*

Choix	Aire choisie	Evitement du courant	Evitement mâle 1	Evitement mâle 2	Coin	Moitié avant
1 <sup>er</sup>	H	+	/	/	+	+
2 <sup>e</sup>	E	+	+	/	+	+
3 <sup>e</sup>	B	+	+	+	—	—
4 <sup>e</sup>	F	+	+	—	—	+
5 <sup>e</sup>	C	+	+	+	—	—
6 <sup>e</sup>	D	+	—	+	+	—
7 <sup>e</sup>	G	+	—	+	—	+
8 <sup>e</sup>	A	—	+	—	+	—

N.B. : Non-intervention (= /), présence (= +), ou absence (= —) du facteur en question dans le choix des différentes aires.

(1) A ce sujet, il est peut-être utile de rappeler que *Oreochromis niloticus*, comme d'ailleurs les incubateurs buccaux en général, a perdu au cours de son évolution la faculté de protéger ses pontes contre les turbulences dans l'eau et que, dans le milieu naturel, cette espèce peuple principalement des lacs et ne se reproduit que dans la zone littorale (LOWE-McCONNELL, 1958). Pour des espèces telles que celle que nous étudions, l'existence d'un courant dans l'eau doit de ce fait être considérée comme perturbante.

Comme on le voit, cette nouvelle séquence, fondée sur les cinq variables exposées ci-dessus ressemble fortement à celle qui a été réellement observée. La seule différence qui existe entre ces deux séquences concerne l'aire C et l'aire D. Contrairement à notre hypothèse, ces deux aires semblent être appréciées par les Poissons d'une manière égale, ce qui suggère que, lorsque les animaux se trouvent dans une situation où ils sont à l'écart du courant, mais où ils ont le choix entre une aire de coin avec présence immédiate d'un mâle très agressif et une aire centrale sans contact direct avec ce même mâle, le choix s'effectue de manière aléatoire, les deux situations étant équivalentes.

Dès lors, s'il apparaît dans des recherches ultérieures que les facteurs éthologiques et écologiques (en l'occurrence l'agressivité individuelle, la préférence spatiale et la turbulence) que nous avons postulés dans la formulation de notre modèle, agissent sur le choix de l'emplacement d'un territoire de la manière supposée ci-dessus, nous pouvons considérer que nous avons réussi à mettre au point un modèle explicatif du choix spatial d'un territoire chez *Oreochromis niloticus*. Ce modèle ne serait toutefois valable que dans des conditions de milieu artificiel telles que le bassin que nous avons utilisé dans notre expérience ou des raceways.

Il est évident que nous devons éviter le danger d'un raisonnement circulaire. Dans l'étape actuelle, nous n'avons fait qu'émettre des hypothèses sur des facteurs qui pourraient potentiellement être à la base de ce comportement. Ces facteurs demandent toujours à être confirmés par des expériences systématiques. En absence de preuves de ce genre, notre modèle reste une hypothèse provisoirement non confirmée.

Actuellement, des expériences dont le but est de démontrer le bien-fondé de ces hypothèses, sont déjà en cours.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement le Fonds National de la Recherche Scientifique avec l'aide duquel ce travail a pu être réalisé. Notre gratitude s'adresse également au Professeur G. Thinès avec lequel nous avons eu de fructueuses discussions tout au cours de cette recherche, ainsi qu'à M<sup>lle</sup> M. de Fraipont qui a effectué l'ensemble des observations.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAERENDS, G. P. et J. M. BAERENDS-VAN ROON (1950) — An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes. *Behav. Suppl.*, **1**, Leiden, 1-242.
- BAGGERMAN, B. (1968) — Hormonal control of reproductive and parental behaviour in fishes. In : E. J. W. BARRINGTON and C. B. JORGENSEN (Eds.), *Perspectives in Endocrinology*. Academic Press, London, New York, 583 pp.
- FALTER, U. (1983) — Les comportements agonistiques de *Sarotherodon niloticus* (Pisces : Cichlidae) et la signification évolutive de l'incubation buccale. *Bull. Acad. roy. Belg. (Cl. Sc.)*, 5<sup>e</sup> série, Tome XIX, 566-594.
- FALTER, U. (1984) — Les modulations du comportement agressif chez *Sarotherodon niloticus* (Pisces : Cichlidae). Analyse expérimentale de la variable densité. Thèse de doctorat, Université de Louvain, 250 pp.
- FIELDER, K. (1973) — Hormonale Kontrolle des Verhaltens bei Fischen. *Fortschr. Zool.*, **22**, 268-309.

- GOLDENBOGEN, I. (1974) — Untersuchungen über tagesperiodische Schwankungen des Sexual- und Aggressionsverhaltens bei *Xiphophorus helleri*. *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.*, **70**, 277-285.
- HANNES, R. P. et D. FRANCK (1983) — The effect of social isolation on androgen and corticosteroid levels in a Cichlid fish (*Haplochromis burtoni*) and in swordtails (*Xiphophorus helleri*). *Hormones and Behavior*, **17**, 292-301.
- HEILIGENBERG, W. (1963) — Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens eines Fisches (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul., Cichlidae). *Z. f. Tierpsychologie*, **21** (1), 1-52.
- HINDE, R. A. (1970) — *Animal Behaviour. A Synthesis of Ethology and comparative Psychology*. Ed. Mc Graw-Hill, Kogakusha Ltd, International Student Edition, 534 pp.
- HONTELA, A. et R. E. PETER (1977) — Effects of temperature and photoperiod on daily cycles of gonadotropine secretion in the Goldfish. *Amer. Zool.*, **17**, 874.
- JUERGES, U. (1981) — Zur Physiologie und Genetik des Sozialverhaltens des Grünflossenflossbuntbarsches *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther). Thèse de doctorat, Université d'Innsbruck, 51 pp.
- KIRSCHHOFER, R. (1953) — Aktionssystem des Maulbrüters *Haplochromis desfontainesii*. *Z. f. Tierpsychologie*, **10**, 297-318.
- LESHNER, A. I. (1978) — *An introduction to behavioral endocrinology*. Oxford University Press, N.Y., 361 pp.
- LOWE MCCONNELL, R. (1958) — Observations on the biology of *Tilapia nilotica* Linné in East Africa waters (Pisces Cichlidae). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **57**, 129-170.
- NELISSEN, M. H. J. (1977) — Rhythms of activity of some lake Tanganyika Cichlids. *Annls Soc. r. Zool. Belg.*, **10**, 147-154.
- PETER, R. E. et A. HONTELA (1977) — Daily cycles of cortisol in Goldfish : effects of temperature, photoperiod and sexual condition. *Amer. Zool.*, **17**, 874.
- PICKERING, A. D. (1981) — *Stress and fish*. Academic Press, N.Y., 367 pp.
- RIXNER, W. (1967) — Die Einflüsse von Sexualhormonen auf das Verhalten von Fischen unter Berücksichtigung des kleinen Maulbrüters *Hemihaplochromis multicolor* (Hilgendorf) (Cichlidae). Thèse de doctorat, Faculté des Sciences, Université J. Gutenberg, Mainz.
- SIEGEL, S. (1956) — *Non parametric statistics of the behavioral Sciences*. Mac Graw-Hill Book Company Inc., New York, 312 pp.
- TREWAVAS, E. (1983) — *Tilapine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia*. British Museum (Nat. Hist.), London, 583 pp.
- WAI, E. et W. S. HOAR (1963) — The secondary sex characters and reproductive behaviour of gonadectomized sticklebacks treated with methyltestosterone. *Canad. J. Zool.*, **41**, 611-628.
- WEYERS, M. H. (1974) — L'effet de signaux périodiques d'éclairement et de température sur les régulations circadiennes du comportement de poissons d'eau douce. Thèse de doctorat, U.C.L., 95 pp.